

II. S. Simon: Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen.

Mit neun Abbildungen im Text.

Eingegangen am 3. Februar 1908.

Die ersten bemerkenswerten Differenzierungsvorgänge, welche sich bei der Transplantation eines Pflanzenteiles auf einen andern nach erfolgter Verwachsung im Wundgewebe der Verbindungsstelle abspielen, bestehen in der Neuanlage von Gefäßbahnen, welche die Kommunikation der ausgeschnittenen Gefäßstränge beider Pflanzenteile wieder herstellen. Über die Orientierung dieser Gefäßverbindungen sind wir durch VÖCHTING's grundlegendes Werk „Über Transplantation am Pflanzenkörper“¹⁾ hinreichend unterrichtet. Insbesondere sind dort alle Anschlussmöglichkeiten behandelt, welche für die angeschnittenen Gefäßbahnen der opponierten Wundflächen bei verschiedener Stellung der betreffenden Pflanzenteile zueinander bestehen. Die Art, wie dieser Anschluss in den verschiedenen Lagen des betreffenden Pfropflinges zur Unterlage erfolgt, lieferte bekanntlich eine neue überzeugende Stütze für die Lehre dieses Autors von der Polarität des Pflanzenkörpers, welche von ihm bisher in der Verteilung der Organbildung an isolierten Pflanzenteilen nachgewiesen war. Denn es ergab sich, dass nur bei gleichsinniger Orientierung beider Pflanzenteile eine gradlinige Verbindung der Gefäßbahnen zustande kam, während bei inverser Lage — wenn überhaupt eine Verwachsung eintrat — die Verbindungsstränge eine der Polarität der Bündel entsprechende Lage zueinander erhielten. Der früher in der Organverteilung zutage getretene polare Gegensatz konnte infolgedessen auch für die einzelnen Zellen (Gefäßzellen) nachgewiesen und als eine ihrer wesentlichen Eigenschaften in Anspruch genommen werden.²⁾

1) Tübingen 1892, S. 113 ff.

2) a. a. O. S. 122 und 156.

Über den örtlichen Verlauf dieser Gefässanschlüsse bringen die genannten Untersuchungen VÖCHTING's also vollkommene Klarheit; sie lassen jedoch noch eine Reihe von Fragen offen, welche sich auf die entwicklungsgeschichtliche Seite des Neubildungsvorganges beziehen. Diese mussten zunächst erledigt werden, bevor zu dem Versuche geschritten werden konnte, diese Vorgänge auch in kausaler Beziehung zu klären. — Schon der eigentliche Verlauf des Differenzierungsvorganges war bisher nicht näher erforscht und es blieb daher völlig ungewiss, ob er in seiner ganzen Ausdehnung gleichzeitig erfolgt oder ob er an einem oder zwei Punkten seinen Anfang nimmt und sich von dort mit der Zeit weiter ausbreitet. Beim etwaigen Zutreffen der letzteren Möglichkeit war weiter festzustellen, ob bestimmte Punkte, etwa die Enden der Gefässbahnen, aus inneren Gründen als Ausgangspunkt für die Gefässneubildung bevorzugt werden oder ob äussere Faktoren für ihre Wahl massgebend sind.

Schon die Klärung dieser Frage musste einiges Licht werfen auf die beim Zustandekommen der Neubildung mitwirkenden Faktoren; sie konnte ausserdem die Wege ebnen für eine Analyse des ganzen Reizvorganges, dessen Endglied die Wiederherstellung der Kontinuität der Leitungsbahnen bildet. Das Hauptziel einer solchen Analyse bestand naturgemäss in einer Klärung der Kausalität dieses Neubildungsvorganges. Es musste der Versuch gemacht werden, die Natur des die Reaktion auslösenden Reizes zu ermitteln und festzustellen, ob sich dieser Reiz auf einfache physikalische Vorgänge zurückführen lasse oder ob man sich weiter mit der Annahme nicht-analyzierbarer funktioneller Wechselwirkungen begnügen müsse. Es mag schon jetzt bemerkt sein, dass die auf die Lösung dieser letzten Frage abzielenden Versuche keine positiven Resultate ergaben. Dagegen gelang es auf Grund einer Reihe von Beobachtungen, welche sowohl über den Verlauf der Reaktion, wie über die Art der Ausbreitung des in Betracht kommenden Reizes gemacht wurden, auch zu gewissen Vorstellungen über die Natur des Reizes zu gelangen, welche am Schlusse in Kürze wiedergegeben werden sollen.

Die im Vorhergehenden aufgeworfenen Probleme kommen naturgemäss nicht nur bei Transplantationsversuchen, sondern auch dann in Betracht, wenn es sich um eine Reparation von Unterbrechungen der Gefässbahnen handelt, welche auf mechanischem Wege in irgend einem beliebigen Teile der Pflanzen hervorgerufen wurden. In der Literatur, soweit ich sie zu überblicken vermag, fehlt bisher eine Behandlung der nach solchen Verletzungen einsetzenden Prozesse gänzlich und doch bieten gerade die auf diese Eingriffe folgenden Reaktionen eine besonders günstige Gelegenheit, zur Beantwortung eines Teiles der vorher berührten Fragen. Dies ist besonders bei solchen Objekten der Fall, bei denen die Gefässbündel möglichst

isoliert voneinander liegen, und durch grössere Komplexe lebender parenchymatischer Gewebe getrennt sind. Es sind dann die Einzelvorgänge leichter zu überschauen und in ihrem Verlaufe zu verfolgen. Gleichzeitig bietet sich hier aber die Gelegenheit, die Reaktionsfähigkeit der nicht mehr embryonalen Gewebe zu prüfen und so die verschiedenen Reaktionsmöglichkeiten kennen zu lernen.

Der letztgenannten Anforderung bezüglich der Gewebeanordnung und Beschaffenheit entsprechen die Sprosse einer kleinen Anzahl von krautigen Pflanzen, deren Markgewebe längere Zeit hindurch aktionsfähig bleibt. Sie wurden daher auch fast ausschliesslich zu den folgenden Versuchen verwandt. Um jedoch auch einen Überblick über die Art der Reaktion anderer Pflanzenorgane zu erhalten, wurden zum Vergleich noch einige Wurzeln mit herangezogen. Schliesslich lag es nahe, auch die Angliederung der adventiven Sprossanlagen an die vorhandenen Gefässe zu berücksichtigen und in diese Betrachtungen einzubeziehen.

I. Die Art der Ausdifferenzierung der Gefässanschlüsse.

Für die Untersuchung unserer ersten Frage, nämlich der Entstehungsmanier der Gefässanschlüsse, bedienen wir uns vorläufig nicht des Transplantationsverfahrens, sondern einer einfachen mechanischen Unterbrechung der in Betracht kommenden Gefässbahnen. Diese Methode gestattet, wie schon einleitend bemerkt, bei Einhaltung der später beschriebenen Versuchsanstellung die betreffenden Neubildungsreaktionen auf eine weitere räumliche Distanz auszuweiten und so einen besseren Überblick über diese Vorgänge zu gewinnen. Die Vorbedingung für ein Gelingen dieses postulierten Effektes ist eine regelmässige Verteilung der Gefässbündel in einem gleichmässigen und vor allem noch reaktionsfähigen Grundgewebe. Dieser Anforderung entsprachen in vorzüglicher Weise eine Reihe von buntblättrigen Pflanzen, welche in unsern Gärten häufig kultiviert werden, die *Amarantaceen Iresine Lindenii* und *Achyranthes Verschaffeltii* sowie die *Labiatae Coleus hybridus*. Ausserdem waren für unsere Versuche zwei Arten *Impatiens* nämlich *Sultani* und *Holstii* aus gleichem Grunde recht geeignet. — Für die Reaktionsfähigkeit des Markes der erstgenannten Pflanzen spricht schon eine Mitteilung von PRILLIEUX¹⁾, in welcher dieser berichtet, dass nach der Verwundung im Marke dieser Pflanzen nahe der Wundfläche häufig einzelne Tracheiden ausgebildet werden. Es war daher die Möglichkeit nicht

1) Comptes rendus de l'Acad. d. Sc. Paris 1882. Bd. 94, S. 1479.

ausgeschlossen, dass unter entsprechenden Bedingungen auch zusammenhängende Gefässstränge im Marke gebildet werden könnten.

Bevor wir uns den Experimenten selbst zuwenden, müssen wir zunächst einen flüchtigen Blick auf die Gewebeanordnung der betreffenden Pflanzen sowie ihr Dickenwachstum werfen. Von diesen weisen *Coleus* und *Impatiens* eine regelmässige Verteilung der Gefässbündel auf. Bei *Coleus* befinden sich im jungen Internodium die Hauptbündel an den Ecken des vierkantigen Stengels, während längs der Flanken einige viel schwächere Bündel verteilt sind. Dagegen besitzt *Impatiens* entsprechend der meist fünfkantigen Gestalt ihres Stengels fünf Hauptbündel und zwischen diesen gelegentlich einige schwächere Bündel. In beiden Fällen besteht das von dem Bündelring eingeschlossene Markgewebe aus sehr grossen zartwandigen Zellen und besitzt den ansehnlichen Durchmesser von 2–3 mm. Bald nach beendigter Streckung des Internodiums beginnt das Dickenwachstum, indem sich im Anschluss an die Cambien der Bündel ein interfascikulares Cambium bildet, welches nun seinerseits nach innen Holzelemente, nach aussen Phloem erzeugt.

Gegenüber diesen Pflanzen mit normaler Zuwachstätigkeit weisen die *Amarantaceen* *Achyranthes* und *Iresine* bekanntlich anomales Dickenwachstum auf. Auch bei ihnen ist ein primärer Bündelring vorhanden, welcher ein sehr ansehnliches entsprechend der Form des Stengels kreisförmiges Mark einschliesst. Sobald die Streckung des Internodiums beendet ist, tritt an den Aussenrändern der Siebteile der Bündel ein extrafascikularer Cambiumring auf, welcher Gefässbündel und Zwischengewebe von einem dem Holz entsprechenden Aussehen erzeugt¹⁾.

In allen genannten Pflanzen tritt also bald, nachdem das Internodium ausgewachsen ist, ein Cambium auf, welches ein regelmässiges oder anomales Dickenwachstum einleitet. Dieser Umstand musste bei den Versuchen berücksichtigt werden, d. h. diese mussten zu einer Zeit ausgeführt werden, wo die Bündel isoliert waren und das inter- resp. extrafascikuläre Cambium noch nicht ausgebildet war. Ist nämlich dies bereits in Tätigkeit, so wird von ihm durch Umwandlung des ganzen von ihm produzierten Zuwachses in Tracheiden Wundholz gebildet, während die Ausdifferenzierung isolierter Gefässstränge meist unterbleibt. Man muss daher die Operationen knapp vor Beendigung des Längenwachstums ausführen, wo das Cambium gerade erst im Entstehen begriffen ist.

Für die Versuche wurden kräftige aus Stecklingen erzogene junge Pflanzen von 20–30 cm Höhe benutzt, welche sich infolge

1) Vergl. DE BARY, Vergl. Anatomie der Vegetationsorgane etc. Leipzig 1877. S. 607 u. 612.

Aufenthaltes im Warmhause in rapidem Wachstum befanden. Einige Tage vor Beginn der Operation wurden ausserdem die Seitensprosse entfernt, welche bei einigen Varietäten von *Archyanthes* und *Iresine* in störender Menge auftreten. Die Eingriffe, welche die Unterbrechung der Bündel bezweckten, waren sehr einfacher Natur. Das betreffende Internodium wurde einfach bis über die Hälfte seines Durchmessers durchgeschnitten und in den so entstandenen Spalt, um einem Wiederauswachsen der Wundflächen und einer gradlinigen Verbindung der beiden Bündelenden vorzubeugen, ein Glimmerplättchen eingelassen. Auf diese Weise wurden die neu entstehenden Anschlussbahnen gezwungen, einen mehr oder weniger gebogenen Verlauf zu nehmen, und boten daher Gelegenheit, ihre Entwicklung besser verfolgen zu können. Daneben entstanden bei dieser Operationsmethode Verbindungen zwischen angeschnittenen Gefässsträngen und intakten Bündeln, deren Entwicklungsbedingungen ebenfalls gleichzeitig verfolgt werden konnten.

Da bei dieser Art der Versuchsanstellung der grösste Teil der Wasserbahnen durchgeschnitten wird, so ist es, um einem Welken des oberhalb der Schnittstelle befindlichen Sprosses vorzubeugen, erforderlich, an diesem die transpirierenden Blattflächen zu entfernen. Ausserdem ist es zweckmässig, die Stämmchen gleichzeitig an Stäben festzubinden, um ein Überfallen und Abreissen des obern Teiles zu verhindern, was bei der nun schnell einsetzenden Verlängerung des Markes oft eintritt. Die operierten Pflanzen erhielten dann ihren Platz an einer schattigen Stelle des Warmhauses und wurden mit einer weiten Glocke überdeckt.

Unter diesen Umständen erfolgte die Neuanlage von Verbindungssträngen bereits nach zehn bis vierzehn Tagen. Äusserlich wird dieser Prozess dadurch bemerkbar, dass die jüngsten noch an der Pflanze belassenen Blättchen ihr Wachstum wieder aufnehmen und die bis dahin etwas welk aussehenden oberhalb der Wunde befindlichen Sprosstheile ein turgescentes Aussehen erhalten. Die anatomische Untersuchung der der Wunde benachbarten Partien des Sprosses zeigt nun bei sämtlichen untersuchten Arten, trotz der Verschiedenheit in der anatomischen Struktur ein ähnliches Bild. Stets hatte dort eine lebhafte Neubildungstätigkeit Platz gegriffen, welche zwar verschiedener Natur sein konnte, doch immer die Wiederherstellung der Kommunikation der durchtrennten Bahnen unter sich oder mit den intakt gebliebenen zur Folge hatte.

War die betreffende Verwundung tatsächlich vor Beginn des Dickenwachstums ausgeführt worden, so treffen wir zahlreiche isolierte Anschlussbahnen an, welche eine direkte Verbindung der durchgeschnittenen Gefässstränge sowohl mit den intakt gebliebenen wie unter sich herstellen. Ist die Verwundung jedoch erst nach Beginn

des Dickenwachstums erfolgt, so entsteht in der Hauptsache ein aus langgestreckten Tracheiden bestehendes Wundholz, während die Ausbildung einzelner Gefäßstränge ganz in den Hintergrund tritt. Die im ersteren Falle vorhandenen Anschlussbahnen bestehen anfangs meist nur aus Tracheiden mit netzförmigen Verdickungen, welche

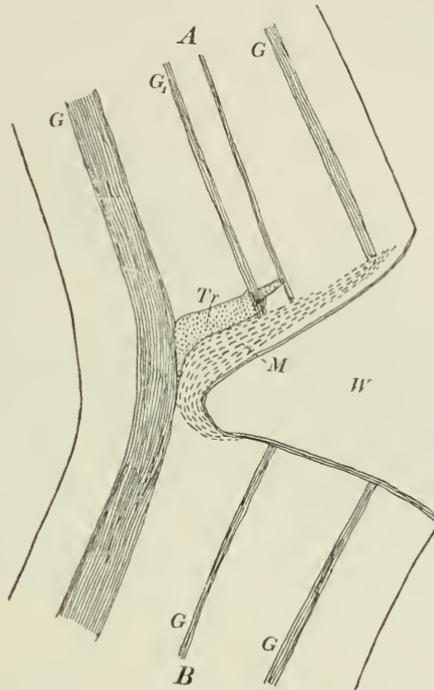


Fig. 1¹⁾ Längsschnitt durch einen zu Zweidritteln durchschnittenen Spross von *Coleus hybr.* zehn Tage nach der Verwundung. Der Schnitt führt durch die peripheren Partien des Markes, sodass die Bündel einer Flanke getroffen sind. *A* = apicaler, *B* = basaler Teil des Sprosses, *G* = Gefäßbündel, *Tr* = Tracheidenbrücke, *W* = Wunde, *M* = Meristem und Wundgewebe, (hier nur an der basalen Wundfläche vorhanden). 16mal vergrößert.

auf direktem Wege oder nach vorhergegangener Teilung aus den Zellen des Markes hervorgegangen sind. Diese Tracheidenstränge, wie sie auch schon VÖCHTING für die Bündelanastomosen von *Beta*

1) Sämtliche folgenden Figuren sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat meist bei stärkerer Vergrößerung entworfen und auf die angegebenen Masse reduziert. Die bei schwacher Vergrößerung gezeichneten Übersichtsbilder 1, 4, 7, 8 und 9 sollen nur den Umfang und die Verteilung der Gefäßbündel und der neugebildeten Anschlussbahnen genau zum Ausdruck bringen und sind daher halbschematisch gehalten.

vulgaris beschreibt¹⁾, treten vorwiegend in den Randpartien des Markes auf. Dagegen finden sich in den mittleren Teilen des Markes Anschlussbahnen, welche ihre Entstehung erst einer vorhergegangenen Teilungstätigkeit und Bildung von Procambiumsträngen verdanken. Diese Letzteren bestehen zumeist von vornherein aus echten Gefässen von der Länge der früheren Markzellen. — Aber auch die aus Tracheiden bestehenden Zellstränge erhalten sehr bald einen Zuwachs von echten Gefässen durch Vermittlung eines Meristems, welches sich an der nach der Wunde hin gelegenen Seite dieser Stränge konstituiert und allmählich eine regelmässige Teilungs-

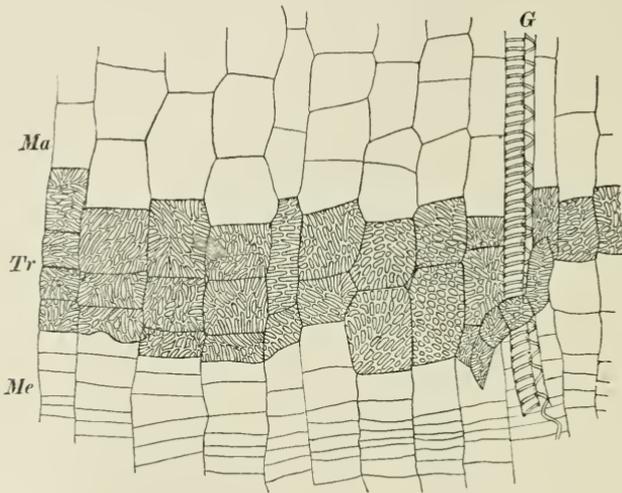


Fig. 2. Ein Teil der auf Fig. 1 abgebildeten Tracheidenbrücke bei stärkerer Vergrößerung. *G* die durch den Schnitt getroffenen Gefässe des Bündels G_1 , *Me* = Meristem, *Tr* = Tracheiden, *Ma* = Markzellen. 105mal vergrössert.

tätigkeit entfaltet. Die Angliederung aller dieser Anschlussbahnen an die letzten intakten Gefässglieder der angeschnittenen Bündel erfolgt in der Regel durch einige schmale Tracheiden, welche von dem Cambium der Bündel gebildet werden oder durch nachträgliche Ausbildung von netzförmigen Verdickungen aus den Parenchymzellen der Gefässbündel hervorgehen.

Das Aussehen eines Tracheidenstranges aus den Randpartien des Markes eines eingeschnittenen Sprosses von *Coleus* zeigt die obenstehende Fig. 2. Sie stellt die eine Hälfte einer in horizontaler Richtung verlaufenden Gefässbrücke dar, welche den Anschluss eines angeschnittenen Bündels an ein nicht verletztes vermittelt (vgl. Fig. 1). Die meisten dort dargestellten grossen Tracheiden dieser Brücke er-

1) a. a. O., S. 122.

wecken den Anschein, als wären sie auf direktem Wege aus den Markzellen entstanden, denen sie bezüglich der Grösse und Gestalt auffallend ähneln. Dies ist aber tatsächlich nicht der Fall. Wohl mögen die Zellen der oberen wie zum Teil der zweiten Reihe keine horizontalen Teilungen erfahren haben, was man aus einem Vergleich mit den intakten Markzellen folgern kann; doch sind fast stets in ihnen vertikale Wände entstanden. Dies ist naturgemäss auf Längsschnitten nicht ersichtlich, geht aber aus der Betrachtung von Quer-

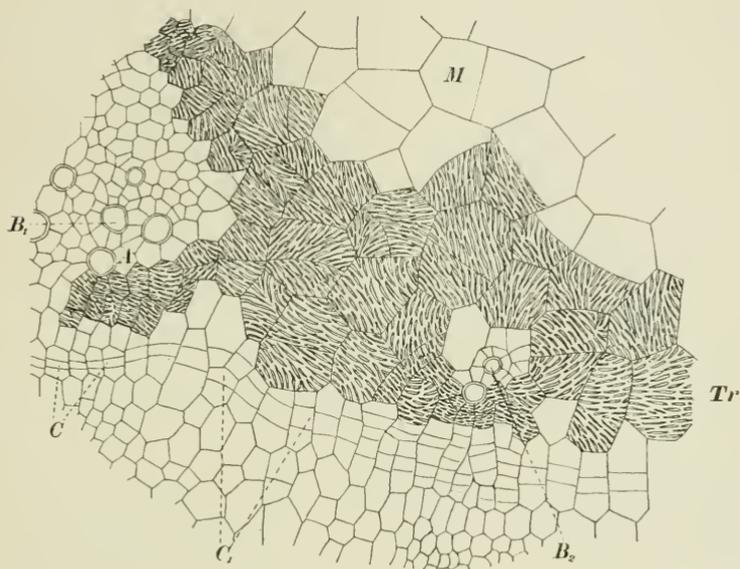


Fig. 3. Querschnitt durch den oberen Teil eines durchschnittenen Sprosses von *Coleus hybr.* nahe der Wundfläche. B_1 = Teile eines grossen an einer Kante befindlichen angeschnittenen Bündels, von dessen jüngstem Gefäss A der eine Teil des Tracheidenstranges seinen Anfang nimmt, während der andere Teil des Stranges auf der Innenseite des Bündels herumzieht und sich an der andern nicht abgebildeten Seite ebenfalls in der Nähe des Cambiums ansetzt. C_1 = die ersten Andeutungen des interfascikularen Cambiums. 105mal vergrössert.

schnitten hervor. Ein solcher, wie ihn Fig. 3 darstellt, zeigt nun, dass die meisten dieser Tracheiden erst nach erfolgter Längsteilung aus den Zellen des Markes hervorgegangen sind. Nur wenige Zellen machen hiervon eine Ausnahme, so mehrere grosse Zellen, welche in der Nähe des kleinen Bündels B_2 liegen (z. B. bei Tr) und einige kleinere, welche aus dem Parenchym des Bündels B_1 entstanden sind. Es ist also bei einer Entscheidung, ob Tracheiden direkt oder erst nach vorhergegangener Teilung entstanden sind, stets Vorsicht geboten und eine Vergleichung von Längs- und Querschnitten er-

forderlich. Übrigens treten in den zentralen Geweben von fleischigen Wurzeln bei derartigen Verwundungen häufig grössere Stränge von direkt entstandenen Tracheiden auf, so in den Wurzeln von *Scorzonera hispanica* und wie aus VÖCHTING's Abbildung hervorzugehen scheint, auch in denen von *Beta* (a. a. O. Taf. 10 Fig. 11).

Die frühere Fig. 2 zeigt uns gleichzeitig das Auftreten von Meristemen im Anschluss an diese Tracheidenstränge. Unterhalb der direkt oder durch Teilung gebildeten Tracheiden bemerkt man weit schmalere Tracheiden, welche ihren Ursprung bereits der beginnenden Meristembildung verdanken. In der Folge werden nun in den neuentstehenden Gefässzellen die kürzeren Wände resorbiert und es kommen so die ersten echten Gefässe zustande. Allmählich wird dann die Tätigkeit dieser neugebildeten Meristeme immer regelmässiger und es werden schliesslich auch auf der nach der Wunde zu gerichteten Seite des Meristems Phloemelemente abgeschieden. Dies Meristem erhält somit im Laufe der Zeit die gleichen Fähigkeiten, wie das normale Cambium, mit welchem es nun auch allmählich überall in Verbindung tritt.

In etwas anderer Weise verläuft die Entstehung jener Leitungsbahnen, welche die innern Teile des Markes durchsetzen und eine Verbindung der äussersten Bündelenden der Wundfläche mit denen der andern Wundfläche oder den intakt gebliebenen Bündeln herstellen. Sie bestehen zumeist aus echten Gefässen, während Tracheiden nur im Anschluss an die Bündel zu finden sind. Der Entstehung dieser Gefässstränge geht die Bildung eines richtigen Procambiums voraus. Dies geschieht in der Weise, dass eine Reihe hintereinander liegender Markzellen zwei oder mehr vertikale Längsteilungen ausführen, welche der Verbindungslinie der betreffenden beiden Bündel parallel gerichtet sind. Aus diesen so entstandenen schmalen hohen Zellen werden durch einige horizontale Wände niedrigere Zellen herausgeschnitten, deren Wände bald netzförmige Verdickungen erhalten. Indem gleichzeitig die Querwände dieser Zellen resorbiert werden, kommt die Ausbildung von zusammenhängenden Gefässsträngen zustande

Derartige aus den Markzellen herausgeschnittene Gefässstränge veranschaulicht die Fig. 5, welche einen kleinen Teil des Querschnittes Fig. 4 bei stärkerer Vergrösserung wiedergibt. Die Entstehungsmanier der Gefässstränge ist besonders an den einzelnen Gliedern des Stranges *a* ersichtlich, deren Mutterzellen zum grössten Teil noch klar erkennbar sind. In dieser Fig. 5 deuten die vielfachen annähernd in gleicher Richtung gehenden Teilungen der Markzellen auf die Bildung weiterer Procambiumstränge (*c*) hin. Der von dem Gefässbündel *G* ausgehende schmalere Gefässstrang (*b*) zeigt seitlich in den Mutterzellen wie in den angrenzenden Zellen starke Meristembildung, welche den

Zuwachs an weiteren Gefässelementen und nach längerer Zeit auch an Phloemelementen liefern wird. Die entsprechenden horizontalen Teilungen der Mutterzellen kann man naturgemäss nur auf Längsschnitten erkennen, welche parallel zur Einschnittlinie (Fig. 4, Schn.) gerichtet sind.

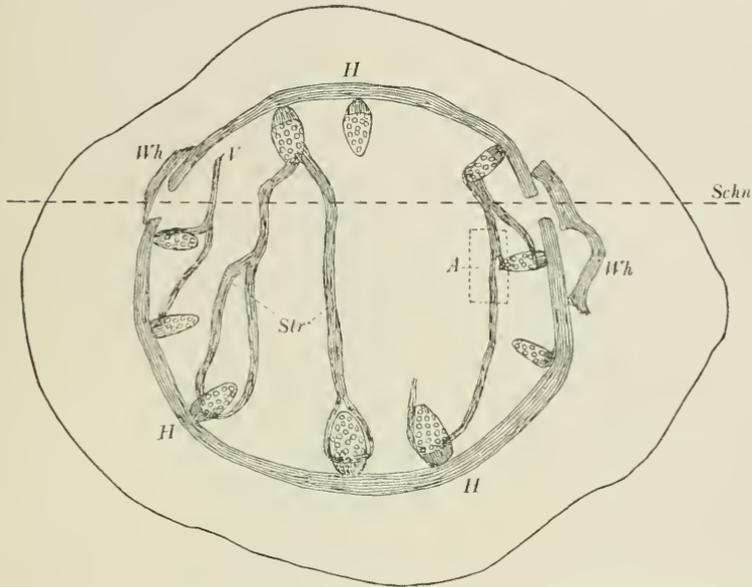


Fig. 4. Querschnitt durch den oberen Teil eines zu $\frac{2}{3}$ durchschnittenen Sprosses von *Achyranthes Verschoffeltii*, 20 Tage nach der Verwundung (nahe der Wundfläche). Die in der Figur oberhalb der Linie *Schn.* liegenden drei Bündel sind intakt geblieben, die sieben unterhalb dieser Linie sind durchschnitten. Die Linie (*Schn.*) bis zu welcher der Schnitt vorgedrungen ist, wird durch die Unterbrechung des Holzringes (*H*) gekennzeichnet, dessen Anlage bei der Ausführung der Operation vermutlich gerade begann. Durch die nach dem Eingriffe erfolgende Gewebedehnung wurde das Cambium an diesen Stellen eingerissen und die so entstandene Wunde erst später durch Callus wieder gefüllt. An diesen beiden Stellen sind isolierte Wundholzkörper (*Wh.*) gebildet. — Die Verbindungsstränge (*Str.*) gehen stets von den jüngsten Gefässen der durchschnittenen Bündel aus, gliedern sich aber meist an die älteren Gefässe der unversehrten Bündel an. Gelegentlich gliedern sich weitere angeschnittene Bündel an solche Gefässstränge an. Der bei *V* abgeschnittene Gefässstrang steigt in den unteren Stammteil herab, wo er sich an das apikale Ende eines Bündels anschliesst.
16mal vergrössert.

Die Entstehung von Gefässsträngen in parenchymatischen Grundgeweben, deren Wachstum bereits abgeschlossen war, ist nicht unbekannt und schon des öfteren gelegentlich von Studien über den Anschluss exogen entstandener Organanlagen an die vorhandenen Gefässbahnen beobachtet worden. So berichtet z. B. CRÜGER in

seinen Untersuchungen über die Gewebeeränderung von Stecklingen¹⁾ von der Umwandlung parenchymatischer Zellen zu Gefäßgliedern, welche Anschlussbahnen für die neu entstehenden Wurzeln liefern.

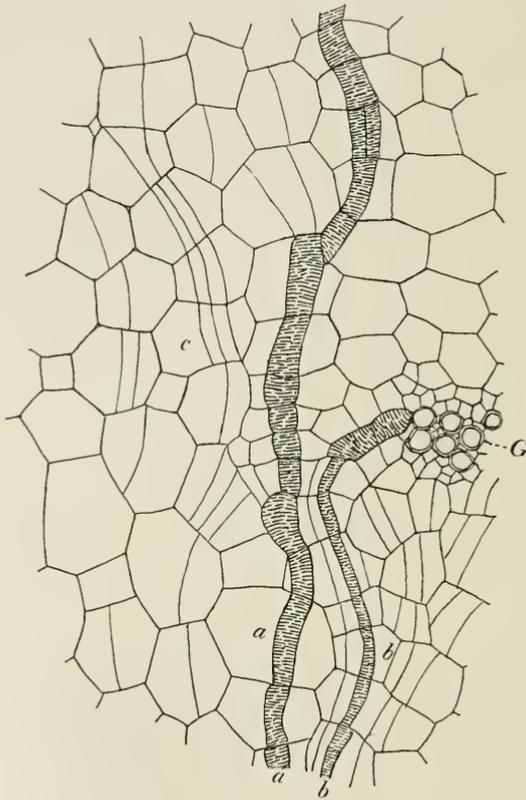


Fig. 5. Das auf Fig. 4 umschriebene Stück A bei stärkerer Vergrößerung gezeichnet (der Schnitt ist versehentlich umgedreht. Bei einer der Fig. 4 entsprechenden Lage müssten die Stellen der Verbindungsstränge bei a und b nach oben weisen). G = Innenseite des durchschnittenen Bündels; der Ansatz des Gefäßstranges b ist in diesem Falle an die ältesten Gefäße erfolgt. Weitere Erklärung im Text.

80mal vergrößert.

Ebenso beschreiben HANSEN²⁾ u. A. die Entstehung von Procambiumsträngen, welche im Rindenparenchym die Verbindung der neuentstandenen Sprossanlagen mit den Gefäßbündeln vermitteln. Auch

1) Botan. Ztg. 1860, Bd. XVIII, S. 369 ff.

2) Vergleichende Untersuchungen über Adventivbildungen bei Pflanzen, Abhandl. d. Senckenberg. Ges. Frankfurt, 1881, Bd. XII, S. 145.

VÖCHTING's Untersuchungen zeigen eine ähnliche Reaktionsweise der älteren parenchymatischen Zellen innerhalb des Cambiumringes von *Beta vulgaris*¹⁾.

Die im vorhergehenden beschriebene Neubildungstätigkeit des Markes erscheint jedoch besonders beachtenswert, zumal es sich um Pflanzen handelt, welche bereits eine sehr erhebliche Gewebedifferenzierung aufweisen. Es zeigte sich aber, dass die Reaktionsfähigkeit des Markes nicht in allen Teilen eine gleiche ist, sondern von den Randpartien aus nach der Mitte hin abnimmt. Dies dokumentiert sich darin, dass in den Randpartien die Elemente der Verbindungsstränge zuerst aus Tracheiden bestehen, welche direkt oder nach einfacher Teilung aus den Parenchymzellen hervorgehen, während in den mittleren Partien des Markes erst eine Reihe vorbereitende Teilungen für die Ausdifferenzierung der Verbindungsstränge erforderlich sind. Je älter das Mark wird, desto mehr erlischt seine Reaktionsfähigkeit, bis sie endlich ganz schwindet.

II. Der Entwicklungsverlauf der Anschlussbahnen.

1. Die Anschlussbahnen in Sprossen.

Während der bisherigen Betrachtung hatten wir unser Augenmerk lediglich auf die Ausdifferenzierung der Anschlussbahnen gerichtet, ohne dabei zu berücksichtigen, ob diese Bahnen in ihrer ganzen Ausdehnung gleichzeitig entstehen oder ob sie von einer bestimmten Stelle ihren Ausgang nehmen und von dort weiter vorrücken. Dieser Frage müssen wir uns jetzt zuwenden. Schon ein Blick auf die zuerst einsetzende Wundreaktion, die Callusbildung, zeigt uns eine ungleichmässige Verteilung dieser auf die beiden entgegengesetzten Wundränder. Besonders bei Beginn und in den ersten Wochen der Wundreaktion ist sie bei sämtlichen genannten Versuchspflanzen an der oberen (basalen) Schnittfläche eine viel bedeutendere wie an der unteren (apikalen) Schnittfläche, an welcher sie vorläufig meist ganz unterbleibt (vgl. Fig. 1). Erst nach etwa 3–4 Wochen wird die Callusbildung auch hier stärker und nimmt allmählich immer mehr zu, so dass bei älteren Verwundungen Unterschiede zwischen beiden Schnittflächen oft nicht mehr erkennbar sind. Die Art der Wundreaktion nähert sich demnach ganz der Callusbildung an geringelten Zweigen von Holzgewächsen, bei denen der basale Callus ebenfalls anfangs unter geeigneten Luftfechtig-

1) A. a. O., S. 115.

keitsbedingungen in der Entwicklung voraneilt, später aber häufig von dem apikalen an Grösse erreicht wird¹⁾.

Kurze Zeit nach Beginn der Callusbildung an der basalen Wundfläche nimmt auch die Ausdifferenzierung von Gefässverbindungen ihren Anfang, welche die Kommunikation der durchschnittenen Gefässbahnen wiederherstellt. Diese Verbindungsstränge, mögen sie nun aus Tracheiden oder echten Gefässen bestehen, treten ebenfalls zuerst in der oberen Stammhälfte auf.²⁾ Um die Entwicklung dieser Gefässanschlüsse verfolgen zu können, greifen wir auf möglichst junge Verwundungen zurück, bei denen das Aussehen der oberen Stammhälfte (S. 368) auf einen gerade erfolgten Anschluss der durchtrennten Bündel schliessen lässt. War ausserdem das betreffende Internodium zur Zeit der Verwundung noch jung genug, so dass das Cambium seine Tätigkeit noch nicht begonnen hatte, so treten uns lediglich Tracheiden bzw. Tracheenstränge entgegen, während von einer Wundholzbildung meist noch nichts zu bemerken ist.

Betrachten wir auf solchen Präparaten vorläufig die Entwicklung jener Gefässstränge, welche eine Verbindung zwischen den beiden Enden eines durchschnittenen Bündels herstellen, so nehmen wir stets wahr, dass diese am basalen Ende beginnt, und von dort zum apikalen vorschreitet.³⁾ Der ganze Entwicklungsverlauf erfolgt aber nicht kontinuierlich, sondern in zwei Absätzen. Bald nach Beginn der Callusbildung nämlich werden vom Cambium des basalen Bündelendes Tracheiden erzeugt, denen sich weitere oft direkt aus dem angrenzenden Wundgewebe gebildete anschliessen. Diese Zellen besitzen oft keine einheitliche Orientierung, obwohl bei ihnen im allgemeinen die Tendenz hervortritt, sich hauptsächlich in der Verlängerung des Bündels zu bilden. Ist nun, wie in unserem Falle eine Verwachsung der beiderseitigen Wundgewebe durch eine dazwischenliegende Glimmerplatte verhindert, so bemerkt man an entsprechend älteren Präparaten, dass die neuentstehenden Tracheiden nur in der Richtung auf jene Stelle hin gebildet werden, wo noch ein Zusammenhang des oberen Sprosssteils mit dem unteren besteht. Im Anschluss an diese primären Tracheidenstränge tritt nun äusserst schnell ein Meristem auf, welches den weiteren Zuwachs an echten Gefässen für diese liefert, und auch seine weitere Verlängerung übernimmt. Erst wenn sich dieser Gefässstrang in die untere Sprosshälfte bis in die Nähe des apikalen Bündels vorgeschoben

1) Vgl. meine Untersuchungen über die Differenzierungsvorgänge im Callusgewebe von Holzgewächsen. Jahrb. f. wissensch. Botanik, 1908, Bd 45, S. 403.

2) Bei älteren Internodien, wo nach derartigen Verwundungen die Wundholzbildung vorherrscht, erfolgt auch diese zuerst ausschliesslich an der basalen Wundfläche.

hat, entstehen als erster Anschluss an dieses wieder eine Reihe echter Tracheiden.

Einen zur Hälfte angelegten Verbindungsstrang zeigt die obenstehende Fig. 6, welche nach einem peripheren Längsschnitt an-

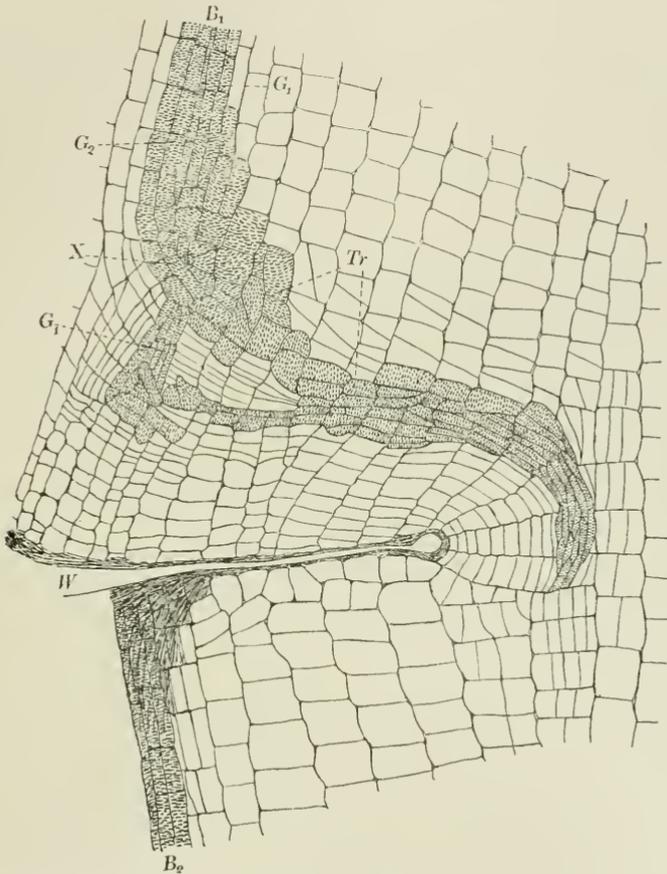


Fig. 6. Längsschnitt durch einen halb durchschnittenen Spross von *Achyranthes Verschaffeltii*, 15 Tage nach stattgehabter Verwundung. W = Wundfläche, B_1 = oberes basales Bündelende, B_2 = die inneren Gefässe des unteren apikalen Bündelendes, Tr = Tracheiden. Weitere Erklärungen im Text.

65mal vergrößert.

gefertigt ist. Das obere Bündel ist seitlich getroffen, so dass nur die Gefässe sichtbar sind. Von diesen sind die mit G_1 bezeichneten die älteren, die mit G_2 bezeichneten die jüngeren, vermutlich nach der Verwundung entstandenen. Diese jüngsten Gefässe finden ihre Verlängerung in den Tracheidensträngen, welche bei x über das Bündel hinweg in das Mark hineingehen. Aus Tracheiden besteht

auch die oberste Zellreihe des in Bildung begriffenen Verbindungsstranges bis zu seiner Umbiegung nach unten. Ebenso sind die kleinen Gruppen von Gefässzellen am untersten Ende des Bündels zum grössten Teil aus Tracheiden zusammengesetzt. Das Ende des ganzen Stranges sowie die auf der Wundseite desselben gelegenen Zellen bestehen aber ausschliesslich aus Gefässen, welche von dem dort vorhandenen Meristem gebildet sind. In der Verlängerung dieses Gefässstranges nach unten hat auf eine kurze Strecke hin im Marke eine rege Teilungstätigkeit Platz gegriffen, welche sich aber noch nicht bis zum apikalen Bündelende fortgesetzt hat. Die oberen Zellen dieses letzteren sind desorganisiert, wie dies am apikalen Bündelende oft eintritt.

Der Anschluss eines solchen vom basalen Bündelende herabkommenden Verbindungsstranges an das apikale erfolgt vermutlich im letzten Stadium sehr schnell, denn es gelingt nicht, Stränge aufzufinden, welche kurz vor der Verschmelzung mit dem apikalen Bündelende stehen. Es ist deshalb auch nicht mit Sicherheit zu ermitteln, ob etwa im letzten Moment das apicale Bündelende ebenfalls noch aktiv an der Vollendung der Verbindungsbahn beteiligt ist. —

Der ganze Entwicklungsgang der Gefässverbindungen zerfällt demnach in zwei Abschnitte, von denen der erste die Anlage der Gefässzellen am basalen Bündelende, der zweite die weitere Ausdifferenzierung des eigentlichen Verbindungsstranges und seinen Anschluss an das apikale Bündelende umfasst.

In gleicher Klarheit tritt die geschilderte Entstehung der Gefässverbindungen bei Wiederverwachsung von schief durchschnittenen Stämmchen der genannten Pflanzen zutage. Hat man bei der Anlage des Verbandes dafür gesorgt, dass die Bündelenden nicht genau wieder aufeinanderstossen, sondern etwas gegeneinander verschoben sind, so entsteht zuerst meist ein kleiner Callus, welcher fast ausschliesslich von der oberen Wundfläche geliefert wird. Durch diesen hindurch erfolgt dann die Anlage der Verbindungsstränge. Untersucht man nun verschieden alte Versuchsobjekte, so erhält man neben den fertigen Stadien auch solche, bei denen die Verbindungsstränge erst zur Hälfte ausgebildet sind. Diese zum grossen Teil aus echten Gefässen bestehenden Stränge beginnen ebenfalls stets am basalen Ende des durchschnittenen Bündels und schieben sich von dort in den Callus der Verwachsungsregion vor, bis sie auf das apikale Bündelende treffen. Daneben findet man, besonders bei fest aufeinander gepressten Wundflächen und Fehlen eines eigentlichen callösen Zwischengewebes vielfach die in der früher beschriebenen Weise aus Tracheiden gebildeten Gefässbrücken. Naturgemäss ist es bei allen diesen Untersuchungen erforderlich, stets das ganze Sprossstück in

Schnitte zu zerlegen. Denn nur bei stetem Vergleich der aufeinander folgenden Schnitte ist es möglich, zu entscheiden, ob die betreffenden Anschlussbahnen wirklich erst zur Hälfte gebildet waren oder nur am unteren Ende abgeschnitten sind.

* * *

Ist in den eingeschnittenen Sprossen einem basalen Bündelende keine Gelegenheit geboten, einen Verbindungsstrang an ein apikales Bündelende zu entsenden, so sucht es Anschluss an ein unverletzt gebliebenes Bündel. Die so entstehenden Gefäßbrücken, welche nun oft einen vollkommen horizontalen oder wenig geneigten Verlauf nehmen, weisen all die verschiedenen Arten der Ausdifferenzierung von der direkt entstandenen Tracheide bis zur regelrechten Gefäßzelle auf, wie sie früher beschrieben wurden (Fig. 2 und 3). Auch diese horizontalen Anschlussbahnen nehmen ihren Ausgang von den jüngsten Gefäßen des Bündels (Fig. 3 bei A), und ziehen von dort auf kürzestem Wege zu einem intakt gebliebenen Bündel, an dessen ältere Gefäße sie sich meist als die nächstliegenden ansetzen. Ein Anschluss dieser Gefäßbahnen an weitere basale Bündelenden, welche in der Richtung ihres Verlaufes liegen, findet in der Regel nicht statt, sondern diese werden meist von ihnen umgangen. Findet man ein derartiges Bündel dennoch an einen solchen Strang angeschlossen, so ist der Anschluss sekundär von diesem Bündel aus erfolgt. Das ersieht man schon daraus, dass die Anschlussbahnen eines solchen Bündels meist von den jüngsten Gefäßen ausgehen.

Auch bei einer Angliederung der angeschnittenen an die unverletzten Bündel reagieren demnach ebenfalls nur die basalen Bündelenden, während die apikalen untätig bleiben. Der Anschluss dieser letzteren erfolgt nur durch jene Bahnen, welche von den basalen Enden des oberen Sprosstückes frei in das untere herabsteigen, also keinen Anschluss an intakt gebliebene Bündel gefunden haben. Die apikalen Bündelenden sind also zur selbständigen Anlage von Verbindungssträngen nicht befähigt. Wohl kann sich bei älteren Verwundungen auch dort mit der Zeit durch die Tätigkeit des Cambiums ein kleiner Gefäßzuwachs und Wundholzbildung bemerkbar machen, ebenso wie dies auch am apikalen Rande geringelter Zweige von holzigen Gewächsen allmählich geschieht. Doch kann auf diese Weise nur ein Zusammenschluss von aneinander grenzenden Bündeln zustande kommen, dagegen die Bildung eigentlicher Verbindungsstränge und ein Anschluss an entfernt liegende Bahnen nicht erfolgen.

2. Die Anschlussbahnen von Sprossanlagen.

Die im vorhergehenden mitgeteilten Ergebnisse ergänzen einmal die Untersuchungen VÖCHTING's, indem sie zeigen, dass die Verbindung der durchschnittenen Gefässbahnen nicht nur in einer dem Bündelverlauf entsprechenden Richtung erfolgt, sondern dass diese stets an dem basalen Ende der Gefässbahnen ihren Anfang nimmt und von dort erst zur apikalen oder einer unverletzt gebliebenen vorschreitet. Diese Anschlussbahnen zeigen somit eine analoge Entstehung wie diejenige der Adventivknospen, welche uns an isolierten Blättern und Wurzeln sowie an Callusbildungen entgegentreten. Denn die Angliederung solcher Neuanlagen an die vorhandenen Gefässbahnen erfolgt ebenfalls stets von ihrer Basis aus und schreitet von dort in der Richtung auf einen Gefässtheil weiter. Dies konnte schon früher BEIJERINCK¹⁾ für die Wurzelknospen von *Ailanthus*, *Aristolochia* u. a. sowie jüngst ich selbst für die im Callus gebildeten Sprossanlagen²⁾ nachweisen. Diese basal beginnende Reaktion findet übrigens auch ein weiteres Gegenstück in der von JOST³⁾ gefundenen Einwirkung der Blatt- resp. Sprossentwicklung auf die Gefässbildung. Auch in diesem Falle pflanzt sich die von dem wachsenden Organ ausgehende Reizwirkung nach abwärts fort und äussert sich dort in einer entsprechenden Gefässbildung des Cambiums.

Einen besonders klaren Fall einer Einwirkung der Sprossentwicklung auf ruhendes Gewebe, welcher früher noch nicht eingehender geschildert wurde, möchte ich zum Vergleiche hier anführen. Es war dort gezeigt, dass auch der aus dem Marke hervorsprossende Callus bei stetem Entfernen des Cambialcallus imstande ist, Sprosse zu produzieren. Diese wachsen aber ebenso wie der gesamte Markcallus, sobald eine gewisse Grösse erreicht ist, im allgemeinen nicht weiter und gehen dann, wie auch dieser, mit der Zeit zugrunde. Wird diesem Callus aber eine Verbindung mit dem Cambium und ein Anschluss an die jüngsten Gefässe ermöglicht, so geht das Wachstum des Callus sowohl wie der Sprosse kontinuierlich weiter, und es kommt zu keiner oder nur einer vorübergehenden Wachstumshemmung. Eine neuerdings benutzte Versuchsanstellung⁴⁾ gestattete nun aufs klarste die Entwicklung der Anschlussbahnen für die Sprosse des Markcallus oder des dort befindlichen Wundholzes an die jüngsten Gefässe des Stecklings zu verfolgen. Zu diesem

1) Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln. Amsterdam, 1886, S. 64 und 108.

2) Jahrb. f. wiss. Botanik, 1908, Bd. 45, S. 365.

3) Botan. Ztg., 1891, Bd. 49, S. 385 ff. und 1893, Bd. 51, S. 99, 107 ff.

4) A. a. O., S. 384, Anm.

Zwecke wurde an den betreffenden Stecklingen einige Millimeter von der Wundfläche entfernt eine horizontale bis auf das Mark gehende Röhre ausgebohrt, welche sich in der Folge schnell mit Callus füllte. Die Verbindung des Markcallus mit dem in diesem Callus entstandenen Wundholz erfolgte nun durch Gefäßstränge, welche ihren Weg durch das sonst völlig untätige Mark hindurch nahmen.

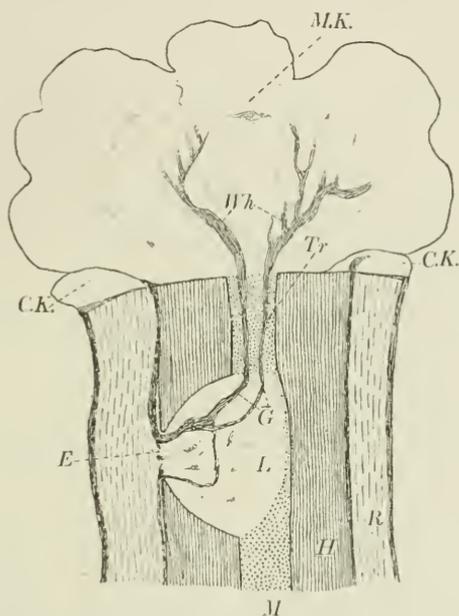


Fig. 7. Medianer Längsschnitt durch einen Steckling von *Populus canadensis* nach sechswöchentlicher Kultur bei 90–94 pCt. Luftfeuchtigkeit. *H* = Holz, *R* = Rinde, *M* = Mark. Das in der Zeichnung im Querschnitt gesichene Ende des von Callus erfüllten Bohrganges steht bei *E* mit dem Cambium in Verbindung. Von dieser Stelle aus sind Gefäßstränge in den Bohrgang eingedrungen, und zwar ist zu beachten, dass dies am stärksten vom oberen basalen Rand der Öffnung, dagegen schwach vom unteren apikalen Rand her erfolgte. *MK* = Markcallus, *CK* = Reste des Cambialcallus. 6mal vergrößert.

Eine solche bereits fertige Gefäßverbindung zeigt die vorstehende Fig. 7. Der dort abgebildete Markcallus hat sich unter entsprechenden Versuchsbedingungen sehr kräftig entwickelt und keine Sprosse erzeugt¹⁾, dagegen relativ viel gefäßreiches Wundholz gebildet. Durch das Mark hindurch ziehen zwei Gefäßbahnen (*Tr* u. *G*), welche zum Teil aus Tracheiden, zum Teil aus kurzen Tracheen bestehen, und die Verbindung mit den Gefäßsträngen in der Einstichröhre

1) A. a. O. S. 455.

vermitteln. Derartige Gefässbahnen nehmen meist ihren Weg durch die Region der Markkrone, also durch die wachstumsfähigsten Partien des Markes, können aber auch, wie in diesem Falle, im Zentrum des Markes gelegen sein. Alle unterhalb der Verwundungsstelle gelegenen Teile des Markes sind dagegen untätig geblieben, ebenso wie die seitlich von den Verbindungssträngen liegenden Partien; sie sind mit grossen Massen von Calciumoxalat erfüllt.

Diese lokalisierte Aktivierung des ungefähr sechs Jahre alten Markes, ist in den geschilderten Versuchen besonders auffällig. Allerdings steht eine solche Neubildungstätigkeit nicht vereinzelt da, denn bereits MÄULE¹⁾ und jüngst KRIEG²⁾ haben bei Verletzungen des Holzkörpers schon gelegentlich eine Wundholzbildung im angrenzenden Marke beobachtet, ohne jedoch die eigentlichen Ursachen ermitteln zu können. In unserm Falle ist es jedoch möglich, die Wirkung eines von einem bestimmten Organ ausgehenden Reizes auf das Mark und dessen Reaktion von Beginn an zu verfolgen. Dieses Vordringen von Gefässbahnen in das Mark hinein findet aber nur dann statt, wenn eine Verbindung des letzteren mit dem Cambium geschaffen ist. Sonst treten höchstens kurze Gefässstränge auf, welche sich direkt an der Wundfläche an die Gefässe der Markkrone ansetzen. Die Deutung des geschilderten Reaktionsverlaufes wird uns noch später zu beschäftigen haben.

3. Die Anschlussbahnen in Wurzeln.

Über das Verhalten von Wurzeln bei entsprechenden Verwundungen wurden eingehendere Untersuchungen nicht angestellt, sondern nur einige orientierende Versuche mit wenigen Arten unternommen. Der Vollständigkeit halber teile ich sie jedoch mit, zumal sie zur Verallgemeinerung der soeben angeführten Befunde dienen können. Sie beziehen sich auf die Keimwurzeln von *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus* sowie auf die fleischigen Wurzeln von *Scorzonera hispanica*.

Für das Studium der Ausdifferenzierung der Gefässverbindungen zwischen den einzelnen angeschnittenen Bündeln bilden die Keimwurzeln kein so günstiges Objekt wie die Sprosse, da ihre Bündel im Zentralzylinder relativ eng zusammengedrückt sind und sich daher zwischen ihnen keine grösseren aus Parenchym bestehenden Gewebeteile befinden, wie dies bei vielen fleischigen Wurzeln der Fall ist. Trotzdem kommen auch hier ähnliche Gefässanschlüsse vor, wie wir sie

1) Faserverlauf im Wundholz. Bibliotheca botanica, 1896, Heft 33, S. 27.

2) Beiträge zur Kenntnis der Callus- und Wundholzbildung geringelter Zweige usw. Diss. Würzburg, 1908, S. 26 ff.

soeben kennen gelernt haben. Um diese zu erhalten, wurden 4 bis 5 cm lange Keimwurzeln der genannten Arten in einer Entfernung von 20 mm von der Spitze bis auf $\frac{2}{3}$ ihres Durchmessers durchgeschnitten und dann in Sägespänen weiter kultiviert. Bereits zwei Wochen später ist meist eine kräftige Neubildungstätigkeit an der Wundfläche eingetreten. Vorläufig sind es aber lediglich die Zellen des apikalen, also des der Wurzelbasis zugekehrten Wundrandes, und zwar in erster Linie die des Zentralzylinders, welche eine lebhaftere Teilungstätigkeit aufweisen. Die direkt an der Wunde gelegenen Zellen sind zumeist stark hypertrophiert und zeigen auf ihren Aussenwänden in grosser Menge jene eigenartigen knopf- oder warzenförmigen Verdickungen, wie sie schon des öfteren an hypertrophierten Zellen beobachtet wurden¹⁾.

Wenige Tage später treten auch schon die ersten Gefässanschlüsse zwischen den apicalen Bündelenden auf, d. h. zwischen denen der basal gelegenen Wurzelhälfte. Hat das Dickenwachstum bereits begonnen, so wird auch Wundholz, bestehend aus langgestreckten schmalen Tracheiden von gleicher Länge wie die Cambiumzellen an dem apicalen Bündelende gebildet. War nun der Zentralzylinder völlig durchgeschnitten, so erfolgt gleichzeitig mit diesen Vorgängen die Bildung eines Verbindungsstranges zwischen den Bündeln der oberen und der unteren Wurzelhälfte. Dieser Strang entsteht aus den äussersten Partien des Zentralzylinders und den innersten der Rinde nach vorangegangener Teilungstätigkeit. Ist der Schnitt bis auf drei Viertel des Wurzeldurchmessers geführt, so werden noch aus den relativ weit peripher gelegenen Rindenteilen Teilungsgewebe gebildet und aus diesen Gefässstränge regeneriert. Stets nimmt die Bildung der genannten Gefässstränge an den apicalen Bündelenden ihren Anfang und schreitet von dort nach dem basalen vor.

In der Folge werden nun auch Gefässanschlüsse zwischen den basalen Enden der Bündel angelegt; sie nehmen ebenfalls ihren Ausgang von den aus der oberen Wurzelhälfte herabsteigenden Gefässverbindungen und greifen allmählich auf die entfernteren Bündel über. Selbst wenn diese Reaktionen bereits in der unteren Wurzelhälfte erfolgt sind, ist eine Callusbildung auf dieser Wundseite meist noch nicht eingetreten. Die Unterschiede in der Callusbildung sind also hier meist ausgeprägter als an Sprossen.

Unsere Versuche an Wurzeln ergeben demnach analoge Resultate wie diejenigen an Sprossen. Stets beginnt die Bildung der Anschlussbahnen an den Bündelenden des einen Wundrandes, in diesem Falle

1) Vgl. KÜSTER, Pathologische Pflanzenanatomie, 1903, S. 166 und die dort zitierte Literatur.

tritt in die untere Hälfte gabeln sich beide Gefäßstränge mehrmals und suchen dort einen Anschluss an die basalen Bündelenden, welcher in kleinerer oder grösserer Entfernung von der Wundfläche erreicht wird.

Wie zwischen den Gefäßsträngen wird auch zwischen den gegliederten Milchröhren von *Scorzonera* nach gewaltsamer Trennung

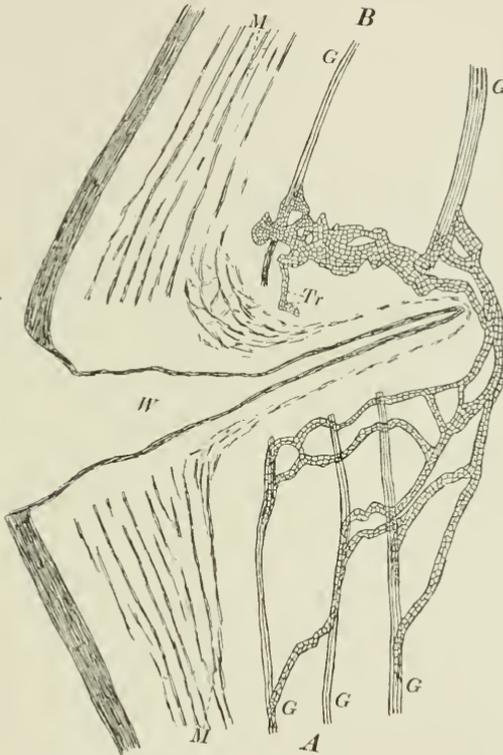


Fig. 8. Peripherer Längsschnitt durch eine halb durchschnittenen Wurzel von *Scorzonera hispanica*. B = basale, A = apicale Wurzelhälfte. G = Gefässe, M = Milchröhren, W = Wunde. Tr = blind endigender Tracheidenstrang. 16mal vergrößert.

die Kontinuität wieder hergestellt. Zu diesem Zwecke werden in der Rinde aber auch im Zentralzylinder der Wurzel durch Teilungstätigkeit der betreffenden Zellen Verbindungsstränge angelegt, deren Ausdifferenzierung in ähnlicher Weise wie bei den Gefässen erfolgt. Die Art der Ausdifferenzierung jedoch sowie die Entstehung der Verbindungsstränge, welche ebenfalls am apicalen Wundrand ihren Anfang nimmt, soll bei späterer Gelegenheit behandelt werden.

III. Zur Analyse des Reizvorganges.

Nachdem wir über die Entstehung der Gefässverbindungen einige Klarheit erlangt haben, wenden wir uns jetzt einer Analyse des Reizvorganges zu, dessen Endglied die Ausdifferenzierung jener Gefässbahnen darstellt. Diese hat vor allem festzustellen, ob der genannte Neubildungsvorgang einen einheitlichen Prozess darstellt, oder ob er sich in einzelne Glieder auflösen lässt. Eine solche analytische Betrachtung wurde bisher nicht versucht, ist aber unerlässlich, da sie uns erst über die Wirkungsweise desjenigen Reizes orientieren kann, dessen Erforschung wir ja einleitend als unsere Aufgabe dargestellt haben. — Nun zeigten schon die entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen, dass der ganze Reaktionsverlauf in zwei Hauptabschnitte zerfällt. Von diesen umfasst der erste die Zeit von der Trennung der Leitungsbahnen bis zum Beginn der Reaktion, welche sich in der Ausdifferenzierung von Gefässzellen am basalen Bündelende dokumentiert. Im zweiten erfolgt dann die Entstehung eines einheitlichen Gefässstranges und seine Lenkung zu einem apicalen Bündelende oder einem anderen unverletzten Bündel. Dieser letztere Abschnitt stellt demnach den uns in erster Linie interessierenden Teil des ganzen Neubildungsvorganges dar, und seine Erforschung wird uns deshalb in der Hauptsache zu beschäftigen haben. Entsprechend diesen Einzelreaktionen müssen wir aber auch zwei verschiedene, diese bedingende Reizanstöße unterscheiden, und damit erfährt unsere Betrachtung schon eine wesentliche Vereinfachung.

Diese Teilung des Reaktionsverlaufes ist keine willkürliche, sie beruht vielmehr auf der Möglichkeit einer auch experimentell durchführbaren Trennung. Denn die erste Reaktion erfolgt auch dann am basalen Ende eines jeden durchtrennten Gefässbündels, wenn es in keiner lebendigen Kontinuität mit anderen intakten Gefässbündeln oder apicalen Bündelenden bleibt. Dies zeigt ein jeder Steckling der genannten Pflanzen. Auch er lässt einige Zeit nach der Abtrennung eine Reaktion bestehend in der Bildung von Gefässzellen am basalen Bündelende erkennen, während eine solche am apicalen Bündelende vorläufig nicht erfolgt. Die schnelle Auslösung der Reaktion an dieser bestimmten Stelle kann demnach auch nicht von irgend welchen Reizen abhängig sein, welche ihre Entstehung in apicalen Bündelenden oder anderen intakten Bündeln nehmen. Sie muss vielmehr auf irgend welchen in dem betreffenden Bündel selbst herrschenden inneren Bedingungen beruhen. Es erfolgt diese Reaktion aus gleichen Gründen wie alle jene Polaritätsreaktionen, deren Ursachen wir bisher noch nicht kennen. Dass der Wundreiz als solcher hier eine besondere Rolle spielen sollte, ist nicht anzu-

nehmen, denn sonst würde die Reaktion mit gleicher Intensität auch am apicalen Bündelende erfolgen. Eher könnte man wohl hier an irgend welche Folgen der veränderten Stoffleitungsvorgänge denken. Doch lässt sich eine nur einigermaßen begründete Ansicht über die Natur dieses Reizes vorerst nicht aufstellen. Wir müssen uns eben hier wie in anderen Fällen mit der Annahme begnügen, dass infolge der Durchtrennung des Bündels Wechselwirkungen ausgelöst (resp. Hemmungen aufgehoben) werden, welche die genannte Reaktion hervorrufen.

Eine andere Frage dagegen bleibt es, ob nicht vielleicht derjenige Reiz, welcher die Auslösung des zweiten Abschnittes des Reaktionsverlaufes, die Bildung der eigentlichen Gefäßverbindung bedingt, einer kausalen Erforschung zugänglich ist. Seine Funktion ist ja eine wesentlich andere wie die des primären Reizes. Sie besteht in erster Linie in der Lenkung der aus inneren Ursachen zur Ausdifferenzierung gelangenden Gefässzellen nach einer bestimmten Stelle, d. h. zu einem apicalen Bündelende oder einer intakten Gefässbahn hin. Gleichzeitig gibt der Reiz allerdings sicherlich noch den Anstoss zur weiteren Gefässentstehung, sowie zu einer Beschleunigung der Ausbildung der Verbindungsstränge. Die genannte Reizwirkung ist also in der Hauptsache eine orientierende (direktive) und erst in zweiter Linie eine formative. Sie nähert sich demnach bezüglich ihrer Eigenschaften denjenigen Reizwirkungen, welche wir als tropistische zu bezeichnen pflegen.¹⁾

Die Tatsache, dass stets intakte Bündel oder apicale Bündelenden vorhanden sein müssen, damit eine Auslösung dieses zweiten Abschnittes des Reaktionsverlaufes vor sich gehen kann, legt die Vermutung nahe, dass auch von ihnen die Reizwirkung ihren Ausgang nimmt. Es fragt sich nun, ob es möglich ist, diesen Reiz auf einfachere physikalische oder chemische Faktoren zurückzuführen, oder ob wir uns weiter mit der Annahme funktioneller Wechselwirkungen begnügen und so auf eine Klärung der Natur dieses Reizes verzichten müssen.

1. Die Art der Ausbreitung des Reizes.

Bevor wir uns aber einer Betrachtung derjenigen Faktoren zuwenden, welche hier als Reize in Frage kommen könnten, wollen wir zunächst versuchen, die Grenzen der Wirkungssphäre dieses Reizes zu ermitteln, und so eine Anschauung von seiner Ausbreitungsmanier zu erhalten. Schon unsere letzten Versuche machten es wahr-

1) Vgl. z. B. PFEFFER, Pflanzenphysiologie, Bd. II (1904) § 107.

scheinlich, dass sich die Wirkung des Reizes auf relativ grosse Entfernung erstrecken muss. Denn es kam dort trotz umfangreicher Hindernisse immer noch zur Anlage von Verbindungssträngen zwischen den beiden Enden eines Bündels.

Dass Verbindungsstränge überhaupt nicht nur in der Richtung der Gefässbahnen, also der Polarität folgend, angelegt werden, sondern, wenn die Lage des anderen Bündelendes dies verlangt, bis zu 90° von dieser abgelenkt werden können, beweisen schon die Resultate, welche VÖCHTING gelegentlich der Verwachsung von verkehrt transplantierten Gewebestücken erhielt.¹⁾ Das Gleiche zeigen die vorher beschriebenen in horizontaler Richtung angelegten Gefässverbindungen zwischen basalen Bündelenden und intakten Bündeln. Doch handelte es sich in diesen letzten Fällen um eine gradlinige Verbindung und auch um eine entsprechende Reizausbreitung zwischen den in Betracht kommenden Punkten des Bündels. Dagegen weisen unsere früheren Erfahrungen darauf hin, dass der in Betracht kommende Reiz nicht unbedingt gradlinig von dem einen Bündelende zu dem anderen verlaufen muss, sondern sich unter Umständen sogar ziemlich diffus durch das ganze Gewebe ausbreiten kann. Ist dies letztere aber der Fall, so muss eine Anlage von Verbindungsbahnen auch dann noch erfolgen, wenn nur an einer von dem Bündelende relativ weit entfernten und eng begrenzten Stelle eine Kontinuität mit einem Sprosssteile besteht, in welchem sich apicale Bündelenden oder intakte Bündel befinden. Die Richtigkeit einer solchen Annahme konnte naturgemäss nur durch das Experiment erbracht werden.

Zu diesem Zwecke wählte ich die Transplantationsmethode, welche in der Weise modifiziert wurde, dass das Pfropfreis nur an einer eng begrenzten Stelle einen Kontakt mit der Unterlage und damit die Möglichkeit zu einer Verwachsung mit dieser erhielt. Die betreffende Stelle befand sich in möglichst weiter Entfernung von den einzelnen Bündeln in der Mitte des Markes. Für die Versuche wurden junge, kräftig gewachsene Pflanzen von *Achyranthes* und *Iresine* benutzt, deren Mark, wie früher gezeigt, infolge seiner Grösse und Reaktionsfähigkeit für die soeben genannten Zwecke vorzüglich geeignet ist. Dagegen überstanden die anderen Arten bis auf wenige Exemplare von *Coleus* die experimentellen Eingriffe nicht.

Den betreffenden Pflanzen, welche sehr kräftig sein mussten, wurden vor Ausführung der Operation sämtliche Blätter genommen. Dann wurde das jüngste gerade ausgewachsene Internodium in der Mitte quer durchgeschnitten, auf den Stumpf eine etwa $0,1\text{ mm}$ starke, in der Mitte durchlochte Glimmerplatte gelegt und darüber der obere

1) A. a. O. z. B. S. 153.

Sprossstiel mittels zweier Holzschienen und Bast in der früheren Lage befestigt. Diese Glimmerplatte war von rechteckiger Form und besass im Schnittpunkte der Diagonalen ein Loch von 0,5 bis 1 mm Durchmesser, welches mit feiner Nadel ausgebohrt war. Es war darauf zu achten, dass das Loch des Glimmerplättchens sich gerade in der Mitte des 2—3 mm breiten Markes befand. Ebenso mussten die Ränder der Glimmerplatte genügend weit über die Wundfläche hervorstehen, damit keine äussere Umwachsung derselben möglich wurde. Eine solche kann man übrigens bei ständiger Kontrolle in ihrem Beginn noch rechtzeitig mit scharfem Skalpell trennen.

Um ein Vertrocknen des oberhalb des Glimmerplättchens befindlichen Sprosssteils zu verhindern, ist es naturgemäss erforderlich, die Transpiration der Versuchspflanzen auf ein Minimum herabzusetzen. Doch ist es wiederum auch nicht angängig, diese Pflanzen im dampfgesättigten Raum zu halten, da sonst zu schnell Fäulnis, Pilzinfektion oder das Abwerfen der verwundeten Internodien an den Knoten erfolgt. Nach einer Reihe von vergeblichen Versuchen gelang es, während der Sommermonate einen Erfolg zu erzielen, wenn die Versuchspflanzen in einem schattigen, feuchten Glashauss, dessen Temperatur 20° C. nicht überstieg, untergebracht und ausserdem mit hohen Glasglocken überdeckt waren. Selbst unter diesen Umständen trat ein merkliches Welken der oberhalb der Glimmerplatte befindlichen Sprosstücke, insbesondere der apical gelegenen Partien dieser nach Verlauf einer Woche ein. Aber während die oberen Sprosstücke von zwei Dritteln der Versuchspflanzen immer mehr welkten und allmählich zugrunde gingen, änderte sich dies bei einem Drittel der Pflanzen nach drei Wochen. Die Spitzen richteten sich wieder auf und wurden turgescens, allerdings nur, solange sie sich unter der Glocke befanden. Allmählich wurde auch makroskopisch ein Wachstum an der Basis des aufgesetzten Sprosstückes bemerkbar und nach dem Wegnehmen der Schienen ergab sich, dass eine Verwachsung zwischen beiden Sprosstücken durch das enge Loch des Glimmerplättchens hindurch erfolgt war. Da die Verwachsungsstelle eine sehr begrenzte ist, so ist bei der Lösung des Verbandes die grösste Vorsicht geboten, um ein sofortiges Auseinanderreißen beider Sprosstücke zu verhüten. Aus gleichen Gründen wurde auch das Glimmerplättchen nicht entfernt, zumal es sich bei genügender Feinheit fast ebenso leicht wie die Gewebe in Schnitte zerlegen liess.

Auf Längsschnitten, welche durch die Verwachsungsstelle dieser Objekte geführt wurden, zeigte sich nun, dass eine Verbindung der Bündelenden beider Sprosstücke durch das enge Loch des Glimmerplättchens hergestellt war. Denn von den angeschnittenen Bündeln des oberen Sprosstücks führten Leitungsbahnen durch das Mark hin-

durch auf das ausgesparte Loch der Glimmerplatte zu, durch dieses hindurch und setzten sich dann an die apicalen Enden der angeschnittenen Bündel des unteren Sprosssteils an. Oft war das Loch der Glimmerplatte vollkommen von den sich hindurchdrängenden Gefässsträngen ausgefüllt. Nur bei relativ grosser Öffnung war in der Mitte noch parenchymatisches Gewebe vorhanden. Dies letztere zeigt die nebenstehende Figur 9, welche einen medianen Längsschnitt durch eine derartige Verwachsungsstelle veranschaulicht.

Die Art der Anlage der Gefässstränge geschieht in ganz gleicher Weise, wie dies für die anderen Verbindungsstränge früher be-

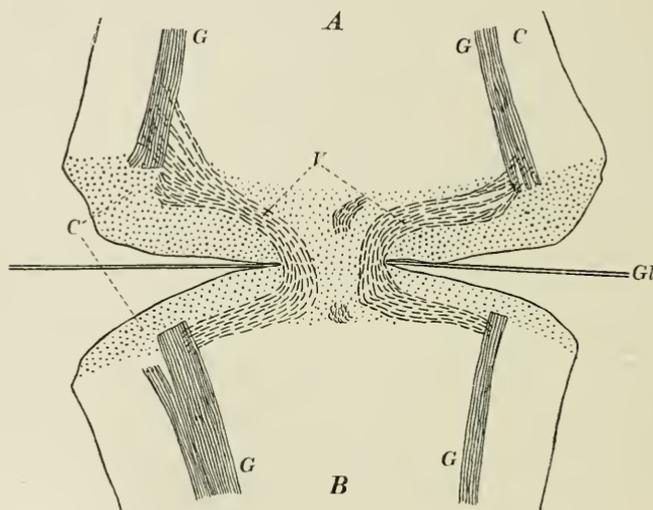


Fig. 9. Längsschnitt durch eine Verwachsungsstelle eines Sprosses von *Achyranthes Vescaffeltii* 25 Tage nach ausgeführter Operation. A. = oberer Sprosssteil, B. = unterer Sprosssteil, G. = Gefässbündel, V. = Verbindungsstränge, Gl. = Glimmerplatte, C. = Callusgewebe der Wundflächen (punktiert).

16mal vergrössert.

schrieben wurde (vgl. Fig. 6). Die primären Glieder der Gefässstränge, besonders die Anschlusszellen an die Gefässe der Bündel, bestehen meist aus Tracheiden, während die Zellen an der Verwachsungsstelle und der neue Zuwachs fast ausschliesslich echte Gefässe sind. Allmählich wird dann auch eine Verbindung zwischen dem Meristem dieser Gefässstränge und dem Cambium der Bündel hergestellt.

Halbfertige Stadien dieser durch Glimmerplättchen gelenkten Gefässverbindungen sind äusserst schwer zu erhalten. Wenn nämlich das Aussehen des oberen Sprosssteiles auf eine gerade erfolgte Verwachsung schliessen lässt, so erhält man auf entsprechenden Längsschnitten entweder schon völlig entwickelte Verbindungsstränge oder

die Verwachsung ist noch nicht erfolgt und beide Sprosssteile fallen bei Lösung des Verbandes auseinander. Auf entsprechenden Längsschnitten ist dann noch keine Andeutung der die Gefäßbildung im Marke einleitenden Vorgänge zu bemerken. Nur an einem Objekte, welches beim Schneiden auseinander fiel, zeigte sich im oberen Sprosstück ein kleiner Gefäßstrang, welcher durch die Verwachsungsstelle hindurchführte, dann aber sofort aufhörte. Selbst die sorgfältigste Durchmusterung sämtlicher Schnitte des unteren Sprosstückes zeigte keine Fortsetzung dieser Leitungsbahn. Dagegen waren Anfänge einer Teilungstätigkeit auf einer zu einem Bündelende führenden Linie zu bemerken:

Zwei Exemplare fielen bei Lösung des Verbandes nicht auseinander und erweckten daher den Anschein, als ob eine Ausbildung der Verbindungsbahn bereits erfolgt sei. Nach Durchmusterung der ganzen Serie von Längsschnitten, in welche diese Objekte zerlegt waren, ergab sich aber, dass Gefäßstränge noch nicht vorhanden waren. Der eine mediane also gerade durch die Mitte des Stämmchens und das Loch der Glimmerplatte führende Längsschnitt zeigte eine regelrechte Verwachsung der durch das Loch in Kontakt getretenen Markzellen des oberen Sprosstoteles mit denen des unteren. An dieser Verwachsung waren entsprechend der Enge dieses Loches auf jeder Seite nur wenige, etwa sieben bis acht Zellen beteiligt. Bei genauer mikroskopischer Betrachtung dieses Schnittes zeigte sich aber doch eine Veränderung in einem Teil der Markzelle. Denn es hoben sich von den übrigen Zellen des Markes, welche von weiten Interzellularen begrenzt waren, bei einem Exemplar ein Strang, bei dem anderen Exemplare zwei Züge von zwei bis drei Zellen Breite hervor, bei denen die Interzellularen verschwunden waren. Diese Zellzüge gingen von Stellen der Bündel aus, welche sechs bis acht Zellen weit von der Schnittfläche entfernt lagen und steuerten direkt auf die Verwachsungsstelle, d. h. die z. Z. einzige Stelle der Wundfläche zu, an welcher zwar Zellwachstum aber ebenfalls noch keine Teilungstätigkeit eingesetzt hatte. Unterhalb dieses Loches im unteren Sprossteil waren derartige Anfänge einer Neubildungstätigkeit noch nicht wahrzunehmen. Dagegen war ein schwacher Beginn von netzförmigen Verdickungen in den obersten direkt an die Gefäßbündel ansetzenden Zellen eines dieser Stränge zu bemerken.

*

*

*

Unsere Transplantationsversuche mit Einschaltung von durchlochenden Glimmerplatten zeigen, dass eine Ausbildung von Gefäßverbindungen auch dann noch erfolgt, wenn nur wenige vom Bündelende relativ weit entfernte Zellen die Kontinuität mit dem unteren

Sprosstheil herstellen. Diese Tatsache bestätigt unsere anfangs geäusserte Annahme, dass auch die Ausbreitung des in Betracht kommenden Reizes nicht an eine bestimmte Richtung gebunden ist, sondern diffus durch das ganze parenchymatische Gewebe erfolgen kann. Je direkter allerdings der Reiz das basale Bündelende erreicht, desto eher und leichter wird naturgemäss die Auslösung der Reaktion vor sich gehen können; das zeigen übereinstimmend alle unsere Versuche. Und ferner machen die zuletzt mitgeteilten Befunde es wahrscheinlich, dass die Ausdifferenzierung der Gefässbahnen des oberen Sprosstheiles und ihre Lenkung nach der Kontaktstelle hin erst in dem Augenblicke beginnt, wo eine Verwachsung der sich dort berührenden Zellen durch das Loch hindurch erfolgt ist.

2. Die Natur des Reizes.

Die zuletzt genannte Tatsache könnte nun den Anschein erwecken, als ob die Wiederherstellung der lebendigen Kontinuität zwischen beiden Sprosstheilen den Anlass zur Ausdifferenzierung der Verbindungsstränge gäbe. Damit würden wir aber wieder zu der Annahme gezwungen, dass die Auslösung der Reaktion an das Zustandekommen von nicht definierbaren Wechselwirkungen zwischen beiden Bündelenden geknüpft ist. Nun darf aber nicht übersehen werden, dass durch die erfolgte Verwachsung auch die Wiederherstellung des bisher gestörten Stoff- wie Wasserverkehrs zwischen beiden Sprosstheilen ermöglicht wird. Hierdurch können aber ebenfalls Faktoren geschaffen sein, welche die Ausbildung und Lenkung der Verbindungsstränge beeinflussen.¹⁾

Von den angedeuteten Faktoren wird vermutlich dem Verkehr der plastischen Stoffe keine wesentliche Bedeutung beizumessen sein. Dies lässt sich wohl schon aus der Tatsache ableiten, dass die ihrer Leitung dienenden Bahnen erst sehr spät und in geringer Menge angelegt werden. Anders liegt jedoch die Sachlage bezüglich des Wasserverkehrs. Diese Funktion wird durch die Durehtrennung der Leitungsbahnen doch in erster Linie gestört, und es ist daher naheliegend, dass auch sie den Anreiz zur Beseitigung dieser Störung gibt. Auch bei dem normalen Dickenwachstum ist die Quantität der Gefässbildung häufig mit der Grösse der Wasserbewegung in Zusammenhang gebracht worden. Ich will jedoch auf diesbezügliche Ansichten hier nicht eingehen, zumal sie erst vor kurzem von WINKLER²⁾ im Zusammenhang dargestellt und diskutiert sind.

1) Vgl. z. B. PFEFFER, Pflanzenphysiologie Bd. II, 1904. S. 203. Anm.

2) *Jahrb. für wissensch. Botanik* Bd. 45, 1908, S. 65 ff.

Vielmehr möchte ich mich direkt unseren Objekten zuwenden und hier feststellen, in welcher Weise die Wasserbewegung als Reiz auf die Lenkung und Ausdifferenzierung der Verbindungsstränge wirken könnte.

Betrachten wir zuerst die Wasserverteilung, welche sich infolge der Durchschneidung einer einzelnen isoliert liegenden Leitungsbahn für die umliegenden Gewebe ergibt. Sehr bald nach der Verletzung wird sich in dem Gewebe oberhalb der Durchtrennungsstelle ein Wassermangel fühlbar machen, da der ihn durchziehende Gefässstrang kein Wasser mehr abgeben kann. Das Aussehen des betreffenden Sprosssteils bestätigt bereits auf den ersten Blick diese Sachlage. — Dagegen ist im unteren Sprosssteil hinreichend Wasser vorhanden. Denn von dem angeschnittenen apikalen Bündelende aus wird nach erfolgter Schliessung der Wundstelle durch Callusgewebe und dem hierdurch bedingtem Aufhören des Blutens das Wasser in die umgebenden Gewebe gepresst. Vorausgesetzt nun, dass diese letzteren Gewebe aus gleich durchlässigen Parenchymzellen bestehen, muss von dem Bündelende her ein ziemlich gleichmässiger Wasserabfall in diesem Gewebe zustande kommen. Dieses Wassergefälle wird sich allmählich auch an dem basalen Bündelende bemerkbar machen, welches inzwischen infolge innerer Bedingungen mit der Neubildung von Gefässzellen begonnen hat. Auf diese Neubildungstätigkeit könnte die Wasserverteilung als Reiz nun insofern einwirken, als von den dem Bündelende anliegenden Zellen immer nur diejenigen zu Tracheiden resp. Tracheen umgewandelt werden, welche den grössten Wassergehalt besitzen. Ebenso werden auch diese Zellen am ehesten zur weiteren Teilungstätigkeit angeregt. So kommt es allmählich zur Bildung eines Gefässstranges, welcher sich dem Wassergefälle entgegenschiebt, bis die den grössten Wassergehalt aufweisenden dem apikalen Bündelende anliegenden Zellen erreicht sind. Es läge demnach hier eine Reizwirkung vor, welche mit den Tropismen, speziell dem Hydrotropismus, zu vergleichen wäre.

Auf die gleiche Art wäre z. B. auch die Lenkung der Gefässverbindungen zu erklären, deren gradliniger Verlauf durch Einschaltung von Hindernissen ausgeschlossen ist. Betrachten wir den kompliziertesten Fall, unsern Glimmerplättchenversuch, in welchem nur durch ein kleines Loch die Kontinuität zwischen beiden Sprosstücken aufrecht erhalten wurde. Hier wird nach erfolgter Verwachsung das Wasser durch die eine Öffnung in das obere wasserarme Sprosstück eingepresst. Von dieser Stelle aus findet also ein gleichmässiger Wasserabfall in zentrifugaler Richtung statt und dementsprechend rücken auch die Gefässstränge zentripetal auf dies Loch zu. Sind die Verbindungsstränge nun dort angelangt und in das untere Sprosstück eingetreten, so wenden sie sich wieder dem

von den einzelnen Bündeln her nach der Mitte des Markes zu gerichteten Wassergefälle entgegen und gelangen so zu den apikalen Enden der Gefässbündel.

Der Anschluss der basalen Bündelenden an die intakten Leitungsbahnen bietet insofern ein anderes Bild, als diese letzteren geringere Wassermengen in die umgebenden Gewebe austreten lassen wie die apikalen Bündelenden. Aber trotzdem muss ein Wassergefälle in den umgebenden Parenchymzellen auch hier bestehen und dies von den in der Entwicklung begriffenen Anschlussbahnen wahrgenommen werden. Niemals findet man Anschlüsse, welche nach entgegengesetzten Seiten auf angeschnittene Bündel zu gewachsen sind. Dass jedoch das in der Umgebung der intakten Gefässbündel entstehende Wassergefälle weniger scharf ausgeprägt sein muss, erhellt schon aus der Tatsache, wenn gleichzeitig apikale Bündelenden in nicht zu grosser Entfernung vorhanden sind, diese von dem Verbindungsstränge stets bevorzugt werden, auch wenn er seinen Weg nicht am intakten Bündel vorüber nehmen muss. Derartige Fälle waren besonders schön an eingeschnittenen Stämmchen zu beobachten, bei denen Verbindungen zwischen zwei Bündelenden sowohl, wie zwischen basalen Enden und intakten Bündeln häufig gleichzeitig vorkamen.

Auch auf die Angliederung der Sprossanlagen im Callus, sowie ganzer isoliert liegender Calluspartien, wie wir sie früher bei der Betrachtung des Markeallus der *Populus*-Stecklinge kennen lernten, liesse sich unsere Annahme leicht ausdehnen. Vorausgesetzt, dass hier die Gefässe in der Umgebung der Markkrone noch völlig funktionstüchtig sind, könnten diese den Markeallus mit Wasser versorgen. Das scheint jedoch bei älteren Stecklingen nicht mehr der Fall zu sein und deshalb erfolgt auch keine eigentliche Verbindung des Wundholzes resp. der Sprossanlagen mit diesen Gefässen. Wird nun in der früher beschriebenen Weise eine Verbindung der Cambialregion mit dem Marke geschaffen, so dringt aus den Gefässen, welche in die Callusröhre hineinragen (vgl. Fig. 7 bei *E.*) Wasser in das Mark, und es kommt in letzterem nach dem Callus hin wieder ein Wasserabfall zustande. Dieser wirkt nun in gleicher Weise auf die am Fusse einer Sprossanlage befindlichen oder isoliert liegenden Gefässkomplexe, wie auf die Basalenden angeschnittener Bündel; in beiden Fällen wird die Ausdifferenzierung der Verbindungsstränge, sowie ihre Orientierung veranlasst.

*

*

*

Der im Vorhergehenden dargelegte Erklärungsversuch für die Lenkung und Ausdifferenzierung der Gefässverbindungen bedarf einer experimentellen Bestätigung, wenn er nicht eine Hypothese

bleiben soll. Es musste versucht werden, ähnliche Verhältnisse, wie dort angenommen, in Sprosssteilen herzustellen, dabei aber die Kontinuität der lebenden Zellen zwischen den in Betracht kommenden Bündeln auszuschalten. Die hierauf abzielenden Versuche führten bisher leider zu keinem Resultate, und ich muss mir daher vorbehalten, diese wie eine Reihe anschliessender Fragen weiter zu verfolgen. Doch soll die betreffende Versuchsanstellung wenigstens in Kürze genannt werden.

Zur Anwendung kam das Transplantationsverfahren mit der Modifikation, dass die Kontinuität beider Sprosssteile durch die Einschaltung von Zwischenlagen verhindert wurde, welche der Wasserbewegung kein Hemmnis boten. Diese Zwischenlagen bestanden in abgezogenen Epidermisstreifen junger Zwiebelchuppen, welche durch vorherige Behandlung mit schwacher Kalilauge von ihrer Cutinisierung möglichst befreit und durch darauf folgendes Einlegen in Alkohol für den Gebrauch konserviert wurden. Lässt man derartige Zwiebelhäutchen völlig abtrocknen und spannt sie dann über die Schnittfläche abgeschnittener stark blutender Stämmchen von *Achyranthes* und *Coleus*, so kann man sofort das Wasser durch die Häutchen hindurchtreten sehen, also überzeugt sein, dass sie der Wasserbewegung kein Hindernis bieten.

Für die Versuche wurden wieder kräftige in der früher beschriebenen Weise vorbehandelte Pflanzen von *Achyranthes* und *Iresine* benutzt, welche sich so reaktionsfähig erwiesen hatten. Die Pflanzen wurden wieder im jüngsten, grade ausgewachsenen Internodium quer durchgeschnitten und dann auf die Wundfläche der angeschnittenen Stämmchen ein präpariertes Zwiebelhäutchen ausgebreitet, dessen Intaktsein vorher durch mikroskopische Untersuchung festgestellt war. Über dieses Häutchen kam dann, um ausserdem den Wasserdurchtritt zu lokalisieren, eine durchlochte Glimmerplatte, deren Öffnung dem Durchmesser des Markes gleich war. Hierauf wurde das obere Stammstück vorsichtig aufgesetzt und in der früher beschriebenen Weise mittels zweier Hölzchen und Bast befestigt.

An den so behandelten Versuchspflanzen blieben die oberen Sprosssteile anfänglich relativ stark turgescient und zeigten auch eine geringe Neubildungstätigkeit an der Schnittfläche. Dann aber welkten sie und gingen nach drei bis vier Wochen zugrunde. Nur in drei Fällen, in welchen absichtlich mit kleinen Löchern versehene Zwiebelhäutchen benutzt wurden, konnte nach Ablauf von vier Wochen ein Weiterwachsen beobachtet werden. Die mikroskopische Untersuchung ergab das Vorhandensein von Anschlussbahnen, welche durch die durchlochte Stelle der Häutchen hindurehführten.

Aus den zuletzt mitgeteilten Versuchen scheint mit einiger Deutlichkeit hervorzugehen, dass die Wasserbewegung nicht den

Anstoss zur Ausdifferenzierung der Anschlussbahnen zwischen den transplantierten Sprossstücken geben kann. Vielmehr deuten grade die letzten Erfahrungen darauf hin, dass die Kontinuität der lebenden Zellen hierzu notwendig ist. Denn sobald diese letztere auch nur lokal hergestellt ist, erfolgt eine Bildung von Gefässanschlüssen durch den Berührungspunkt hindurch, sofern das obere Sprossstück noch aktionsfähig war.

Nun leidet aber die beschriebene Versuchsanstellung unter gewissen Übelständen, welche bisher nicht beseitigt werden konnten. Denn einmal bleiben schon die Häutchen nicht während der ganzen Versuchszeit unverändert durchlässig. Dann findet aber vor allem allmählich eine Veränderung der Wundfläche statt, indem sich Korkgewebe bildet. Da aber die Reaktion am basalen Bündelende nicht sogleich, sondern in diesem Falle erst nach ein bis zwei Wochen beginnt, so ist dann das Korkgewebe bereits so stark, dass ein Wasserdurchtritt kaum noch möglich ist. Der mitgeteilte Versuch kann demnach nicht gegen die Annahme sprechen, dass die früher gekennzeichnete Art der Wasserbewegung den Reiz für die Lenkung und Ausdifferenzierung der Gefässverbindungen darstellt, und man darf sich deshalb auch nicht der Hoffnung verschliessen, dass es weiteren Bemühungen gelingen wird, eine experimentelle Bestätigung für unsere Annahme zu erbringen.

Leipzig, Botanisches Institut, Januar 1908.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [26](#)

Autor(en)/Author(s): Simon Siegfried

Artikel/Article: [Experimentelle Untersuchungen über die Entstehung von Gefäßverbindungen. 364-396](#)